


(厦门大学海洋系 361005)

黄凌风 李少菁:

海洋底栖甲藻研究——国际有害藻华研究的一个重要领域

MARINE BENTHIC DINOFLAGELLATE STUDY — AN IMPORTANT FIELD OF INTERNATIONAL HAB STUDY

 海洋底栖甲藻 (Marine Benthic Dinoflagellate) 是指生活于海洋基底表面或沉积物中, 以及大型海藻和悬浮颗粒物表面的一个重要的甲藻生态类群, 广布于世界各地, 包括极地。近年来的研究发现海洋底栖甲藻具有不同于浮游甲藻的特殊生态属性, 对海滨环境净化有重要的意义, 而且不少种类具有毒素, 既是引起人类中毒事件的根源之一, 又是极有开发前景的海洋药物资源^[6]。因而, 科学家对海洋底栖甲藻研究的关心程度越来越高, 同时也引起了许多政府和产业部门的重视。目前, 该研究已经成为国际有害藻类水华 (Harmful Algal Blooms, HAB) 研究中的一个重要领域。

1 历史沿革

海洋底栖甲藻的首例正式报告见于 1911 年。W. A. Herdman 教授发现英国 Erin 港 (British Port Erin) 的一个沙滩上的海砂变色现象 (Colored Sand) 与一种前沟藻属 (*Amphidinium*) 的底栖甲藻有关。从此开启了海洋甲藻研究的一个新领域, 在此后不到 1 个世纪的时间里, 该领域的研究得到了很大的发展。根据各个时期研究发展的不同特点, 大体上可以将海洋底栖甲藻研究区分为 3 个阶段, 即分类学研

究阶段、生态学研究阶段和毒物及毒理学研究阶段。

在 W. A. Herdman 的发现之后, 他和女儿 E. C. Herdman 一直关心着海砂变色现象及其成因, 并分离、发现和鉴定了近 30 种海洋底栖甲藻, 尽管其中有不少是误名或同种异名。其后, C. A. Kofoed, E. Balech, J. Dragesco, K. D. Ballie, Y. Fukuyo, J. D. Dodge, T. Honiguchi, J. Larsen 等分类学家先后在各自的研究区域中发现了许多海洋底栖甲藻的新种, 大大丰富了该甲藻生态类群的种类组成, 基本建立起海洋底栖甲藻分类体系的框架, 并总结出海洋底栖甲藻的基本形态特征, 使它们在一定程度上可以与海洋浮游甲藻区别开来。但是在近 60 a 的时间里, 几乎没有见到海洋底栖甲藻生态学的专门报道, 即使是生态学方面的信息也是微乎其微^[12]。所以, 我们将 70 年代以前的研究称为海洋底栖甲藻的分类学研究阶段。

海洋底栖甲藻的生态学研究是从自然生态开始的。1971 年, 加拿大学者 K. D. Ballie 报道了英属哥伦比亚 (British Columbia) 沿岸砂栖甲藻的分类学与生态学研究成果, 第一次对沉积物的属性和底栖甲藻分布的关系作了较好的阐述, 并定性描述了海洋底栖甲藻在潮

间带和潮下带的时空分布特点。其后, 丹麦学者 J. Laursen 于 1985 年也发表了丹麦沿岸海洋砂栖甲藻的自然生态研究结果, 表明丹麦沿岸的海洋底栖甲藻在种类组成上具有与英属哥伦比亚相似的特点, 即海洋底栖甲藻是广布的, 具有浅海底栖生物群落中普遍存在的“平行群落” (Parallel Communities) 的特点。在同一时期里, 许多海洋底栖甲藻的生态类型和习性被发现, 如生活于潮间带的“Tidal Pod”、附生于大型海藻、固着在海砂等基质上、以及昼夜垂直移动现象等^[6], 并开始了部分种类的生活史研究^[3,5]。但是, 由于室内单种培养技术尚不过关, 海洋底栖甲藻的实验生态研究还极少见。总之, 在 70 年代的 10 a 中, 在分类学研究的同时, 海洋底栖甲藻的生态学研究越来越受到重视, 而且更多的研究成果表现在生态学方面。所以我们可以称其为生态学研究阶段。

从 70 年代末 80 年代初起, 有毒甲藻的研究已扩展到海洋底栖甲藻上来。1977 年日本学者安元健 (T. Yasumoto) 领导的研究小组报道了对热带太平洋法属玻利尼西亚 (France Polynesia) 的冈比亚

收稿日期: 2009-04-24

修回日期: 2009-08-25



(Gambier) 群岛发生的鱼毒事件的调查结果,发现该鱼毒来源于一种当地的海洋底栖甲藻 *Gambierdiscus toxicus*, 即有毒冈比亚藻。之后的短短几年中,先后在 *Prorocentrum lima* (利马原甲藻), *Amphidinium carterae*, *Coolia* 属和 *Ostreopsis* 属等海洋底栖种类中发现了甲藻毒素,包括西加鱼毒 (Ciguatera)、多种贝毒 (Shellfish Poisoning) 和其他毒素。正是由于许多有毒种类的发现,其实际和潜在的危害性,以及甲藻毒素的利用价值,引起了政府和企业的高度重视,增加了研究投入,从而将海洋底栖甲藻研究引入了最生动活泼的历史阶段,主要表现在以下几个方面: (1) 有种类针对性的生态调查研究开展起来了,如针对 *G. toxicus* 的生态调查; (2) 有毒种类的室内培养和长期保种技术水平得到了很大的提高; (3) 实验生态学研究发展很快,尤其表现在生理生态方面; (4) 毒物分析和毒理学研究逐渐深入^[2]; (5) 在寻找有毒种类的同时许多新种被发现,如许多 *Prorocentrum* 属的底栖种类等等。但是,因为绝大多数的经费投入和研究项目集中于有毒种类上,对其他种类及整个类群的生态学研究反而大大减少了。所以,我们将这一阶段称为海洋底栖甲藻的毒物及毒理学研究阶段。该阶段一直延续至今,尚无明显的改变。

2 当前主要研究领域和发展方向

海洋底栖甲藻研究至今已经历了近 1 个世纪,尤其是进入 80 年代后,由于有毒种类的大量发现,大大加速了该研究的进程。当前,海洋底栖甲藻研究的主要领域包括:毒物及毒理学研究,生理生态学研

究,环境生态学研究,分类学研究,生物活性物质研究等几个方面。

2.1 毒物及毒理学研究领域

由于与人类的身体健康和生命安全密切相关,毒物及毒理学研究已成为当今海洋底栖甲藻研究最重要、最热门的领域。至今,已从海洋底栖甲藻中分离出多种甲藻毒素^[1],主要包括腹泻性贝毒 (Diarhetic Shellfish Poisoning, DSP)、西加鱼毒 (Ciguatera) 和其他毒素,如 Amphidinolide A & B, Caribonolide I 等;基本探明了它们的化学结构,包括聚醚类 (如大田软海绵酸、鳍藻毒素和西加毒素)、胍胺类 (如膝沟藻毒素)、大环内酯类 (如前沟藻毒素) 和由寡糖与脂肪酸形成的酯类化合物 (如产于前沟藻属的溶血素 (Hemolysin))。毒理学研究表明,许多毒素能作用于细胞及神经末梢的钠离子或钙离子通道,引起钠离子内流 (如西加毒素) 或阻断钙离子通道 (如从 *G. Toxicus* 分离到的另外一种毒素——Maitotoxin), 可以作为某些神经性疾病的缓和剂或治疗剂。另外,有部分毒素具有很强的蛋白磷酸酯酶抑制性,在抗肿瘤方面有很好的应用前景。目前,在毒素的开发和利用方面,正在进行着许多研究工作,但大多距临床应用还有一定的差距,是今后主攻的一个重要方向;另外低成本的毒素的分离和提纯技术也有待于研究和开发。

2.2 生理生态学研究领域

海洋底栖甲藻的生理生态学研究是进入 80 年代以后,随着室内培养和保种技术的发展而开展起来的,其最重要的目标是要阐明有毒种类的产毒机制,并保障有充分数量的材料供毒物分析和毒理学研究使用。因此,主要偏重于有

毒种类的营养生理生态和产毒机制研究。在营养生理生态方面,较好地研究了重要种类,如有毒冈比亚藻和利马原甲藻,对营养盐类、痕量金属元素和维生素等物质的需求及营养动力学;种群生长与温度、盐度、光照等环境因子的关系;藻菌关系;光合作用和新陈代谢等^[11]。在产毒机制方面,发现有的种类的产毒机构位于叶绿体上,与藻类的生长状况和光合作用条件有关;个别种类的产毒与细胞内的共生细菌有关;多数种类的产毒能力在种群生长的不同时期有明显的区别,通常处于指数生长期单位细胞产毒能力最小,而在生长饱和时及以后的衰退期单位细胞产毒量较大;毒素通常是细胞代谢的中间产物,产毒与否与藻类的生理状况密切相关。但是,至今海洋底栖甲藻大量、快速培养技术难题尚未得以很好的解决,毒物分析和毒理学研究所需原材料还无法保障;另一方面,产毒机制也还没完全阐明,许多假设有待于进一步的证实,相互补充和完善。这两方面仍然是今后的主攻方向,而其他种类的研究也需要加强。

2.3 环境生态学研究领域

在砂质潮间带,海洋底栖甲藻是一个十分重要的底栖生物类群,它们有时能够形成相当大的个体密度,从而使成片的海砂改变颜色,即“Colored Sand”现象^[12]。另外,通过主动的垂直移动,许多异养种类在砂质沉积物中能够分布到一定的深度,并生活于缺氧富硫的还原层中^[12]。这些现象表明了海洋底栖甲藻对砂质潮间带沉积物中物质循环和海滨环境净化有重要意义^[6]。然而,在过去的大多时间里,这方面的重要性并未得到应有的重



视, 研究报告十分罕见。本文作者于 90 年代末, 在日本濑户内海的一个砂质潮间带, 进行了定量研究的尝试, 取得了一些新的成果^①, 如发现异养方式在砂栖甲藻类群中的重要性, 并提出了与营养型密切相关的 3 种垂直分布模式; 发现温度在中纬度潮间带是影响砂栖甲藻的最重要的生态因子; 定量估计了砂栖甲藻对沉积物中 Chl a 的贡献, 从而得出砂栖甲藻通常不是潮间带底栖生物群落中的主要初级生产者的结论。但是, 海洋底栖甲藻在砂质潮间带生态系中究竟扮演多重要的角色, 对砂质海滨的环境净化到底有多大作用, 至今仍然十分模糊, 是今后努力的一个很有意义的方向。

2.4 分类学研究领域

海洋底栖甲藻的分类学研究在 80 年代以前一直是海洋底栖甲藻研究的主线。至今, 在世界各地发现的底栖甲藻已近百种。由于不少种类的生活史复杂, 生活史各阶段有明显的形态学差异, 增加了种类鉴别的困难, 所以, 以往所发现的一些新种也可能是已知种类的一个生活史阶段, 并非新种^[3]。因此, 海洋底栖甲藻的生活史研究在分类学上也格外重要, 这方面做得最好的是日本学者堀口健雄 (T. Honiguchi)。就分类学而言, 除堀口健雄外, 日本的福代康夫、丹麦的 J. Laursen 和美国的 M. Faust 都是当今最权威的专家。值得一提的是, M. Faust 在底栖原甲藻 (*Prorocentrum*) 的分类鉴定方面做了许多工作, 先后发现了近 10 个新种, 并于 1993 年率先报道了利马原甲藻 (*Prorocentrum lima*) 的完整的生活史。1998 年, 她又根据施氏藻属 (*Scripsiella*) 的底栖种类与浮

游种类在形态特征上的差异, 提出将底栖种类归入一个新属 *Bysmarctium* 的动议^[4]。这与 J. L. McLachlan 等人欲将底栖的 *Prorocentrum* 种类归入曾经使用过的老属名 *Exuviaella* 以区别底栖与浮游种类的意见是相似的^[8]。这些意见反映了海洋底栖甲藻是相对独立的生态类群, 新的分类意见到底对不对有待于利用新的分子生物学手段, 如 PCR 方法加以检验。利用新方法、新技术从事海洋底栖甲藻的分类学研究已经提到日程上来, 是今后的一个重要方向。

2.5 生物活性物质研究领域

除了甲藻毒素, 海洋底栖甲藻尚含有许多其他的生物活性物质可以加以研究和利用, 如甲藻甾醇 (Sterols)、色素 (Pigments)、多糖硫酸酯 (Sulfated polysaccharides) 等^[12]。海洋底栖甲藻的开发利用的价值很大, 目前研究开展得比较深入的是底栖甲藻细胞外黏液物质中的一类多糖硫酸酯^[8~11]。除具有强抗凝血活性外, 该类多糖在抗病毒 (包括感冒病毒和艾滋病病毒)、抗肿瘤方面表现出很强的生理活性, 对正常动物细胞不但毒副作用小, 而且能提高其免疫能力, 并且能有效抑制癌细胞中的端粒酶的活性, 降低细胞核蛋白磷酸酯酶的活性。但在产糖机制方面尚缺乏深入细致的研究。今后的努力方向将致力于体内 (*in vivo*) 实验, 并向临床应用发展。另外, 产糖机制化学结构和官能团以及药理学研究也将不断深入。

3 海洋底栖甲藻研究与国际有害藻类水华 (HAB) 研究的关系

美国麻省召开第一次有毒甲藻

水华 (Toxic Dinoflagellate Blooms) 国际会议以来, 国际 HAB 组织已先后召开了九届有害藻类水华国际研讨会 (International Scientific Symposium on Harmful Algal Blooms)。在历届研讨会上, 海洋底栖甲藻中的有毒种类及毒素的研究一直都是与会专家探讨和交流的热点之一。1993 年在法国南特 (Nantes) 召开的第 6 届研讨会上, 还由美国学者 M. Faust 主持召开了底栖甲藻的专题讨论会 (Workshop)。这充分说明海洋底栖甲藻研究正日益受到国际 HAB 组织的重视, 并已成为 HAB 研究的重要领域。

4 在我国开展海洋底栖甲藻研究的一点建议

综观我国 HAB 研究的现状可以发现, 海洋底栖甲藻研究尚未真正起步。虽然利马原甲藻 (*Prorocentrum lima*) 已经在中国科学院海洋研究所和暨南大学水生所培养成功, 而且在南海也发现了有毒冈比亚藻 (*Gambierdiscus toxicus*) 的少量个体, 但是海洋底栖甲藻的系统研究或专门研究还未见报道。面对海洋底栖甲藻在国际 HAB 研究中的地位越来越重要的形势, 我们认为有必要加紧有关项目的立项, 从海洋底栖甲藻的野外调查和室内培养技术的研究入手, 紧跟国际研究的主流, 把握研究方向, 着重生物活性物质开发利用和环境生态学的基础或应用基础研究, 并加强有关人才的培养, 将我国海洋底栖甲藻研究开展起来。

① 黄凌风, 濑户内海屋岛湾砂质潮间带底栖甲藻类的生态学研究。厦门大学博士论文, 1998。165~



(中国科学院海洋研究所 青岛 266071)

王 勇 焦念志:

营养盐对浮游植物生长的上行效应的研究方法^{*}

RESEARCH METHODS FOR NUTRIENT BOTTOM-UP EFFECT ON PHYTOPLANKTON GROWTH

浮游植物是海洋食物链的第一个环节,它们通过光和作用将无机物转化为有机物,为海洋中的一切生命活动提供物质和能量来源。在海洋生态系统的研究中,与浮游植物有关的一些生态过程及其动力学研究,正越来越受到人们的重视。浮游植物的生长受到营养盐的调控:在一定的浓度范围内,营养盐对浮游植物有正的作用,但如果营养盐浓度过低,则会对浮游植物的生长产生限制性作用;同样,如果浓度过高,则会产生富营养作用,严重时,还会导致赤潮的发生。

1 研究方法

1.1 评估营养盐对浮游植物限制作用的方法

营养盐对浮游植物的控制和调节作用统称为上行效应,用来评估营养盐对浮游植物的限制作用的方法主要分为4类。

1.1.1 生理法 一些生物新陈代谢的特征被用来指示营养盐的限制性。如浮游植物的生长率、新陈代谢率是否受到营养盐本底值的调控。Goldman等1979年用藻细胞内的化学物质组成与生理反应来反映营养盐的限制性。虽然藻的种类不同,但大多数藻对营养盐的限制性有相似的生理反应,所以这些反应用来指示营养盐的水平是有用的。但这些观察结果只能反映瞬时的情况,对整个生态系统的描述则需要重复取样。

1.1.2 数学法 统计方法或

动态/数值模型。如营养盐本底值与浮游植物生物量,生产力的相关性分析,或浮游植物对营养盐输入的数学响应模型。该方法应用较为广泛,理论价值较高。

1.1.3 化学计算法 计算无机营养盐在负荷(Loadings)上的相对可得性,或水体中营养盐溶解现存量或颗粒现存量被用来指示营养盐的限制或耗尽。溶解营养盐的浓度被最早用来指示营养盐的限制性,这些主要基于一些负的实

^{*} 国家重点基金资助项目 39630060 号和国家自然科学基金资助项目 39625008 号。
收稿日期:1999-08-31;
修回日期:2000-03-21

参考文献

- 1 华泽爱. 赤潮灾害. 北京: 海洋出版社, 1994. 124
- 2 日本水产学会. 有毒プランクトン——发生、作用机构、毒成分. 东京: 恒星社厚生阁出版社, 1982. 135
- 3 堀辉三. 藻类的生活史集成(第3卷): 单细胞性、鞭毛藻类. 东京: 内田老鹤圃出版社, 1993. 62
- 4 M. A. Faust & K. A. Steidinger. *Phycologia*, 1998, 37: 47~52
- 5 T. Horiguchi. Life history and taxonomy of benthic dinoflagellates. Ph. D. Thesis, University of Tsukuba, 1983. 141
- 6 T. Horiguchi. The benthic dinoflagellates. In: M. Chihara & M. Murano. An Illustrated Guide to Marine Plankton in Japan. Tokyo: Tokai University Press, 1996. 113~125
- 7 J. L. McLachlan *et al.*. *Phycologia*, 1997, 36: 38~46
- 8 K. Sogawa *et al.*. *J. Mar. Biotechnol.*, 1998, 6: 35~38
- 9 K. Sogawa *et al.*. *Research Communication in Molecular Pathology and Pharmacology*, 1998, 99: 259~265
- 10 K. Sogawa *et al.*. *Research Communication in Molecular Pathology and Pharmacology*, 1998, 99: 267~281
- 11 E. P. Y. Tang. *J. Phycol.*, 1996, 32: 80~84
- 12 F. J. R. Taylor. The Biology of Dinoflagellates. Oxford: Blackwell Sci. Publ., 1987. 785

(本文编辑: 张培新)